ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 42, 5, 2008

УДК 595.42

ВОЗНИКНОВЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ПАРАЗИТИЗМА У КЛЕЩЕЙ ИНФРАОТРЯДА ELEUTHERENGONA (ACARI: PROSTIGMATA). СООБЩЕНИЕ I. НИЗШИЕ RAPHIGNATHAE

© А. В. Бочков

Зоологический институт РАН
Университетская наб. 1. С.-Петербург, 199034
E-mail: prostigmata@zin.ru

Поступила 17.06.2008

Рассматривается возникновение и становление постоянного паразитизма на позвоночных у клещей инфраотряда Eleutherengona, принадлежащих к низшим Raphignathae (Pterygosomatidae — эктопаразиты членистоногих и ящериц, Myobiidae — эктопаразиты мелких млекопитающих) и надсем. Cloacaroidea (Cloacaridae — эндопаразиты рептилий и птиц и Epimyodicidae — эндопаразиты мелких млекопитающих), чье положение в системе подотряда не установлено.

Подотряд Prostigmata представляет собой, наверное, самую разнообразную в экологическом смысле группировку акариформных клещей. Он объединяет как свободноживущих клещей, обитающих в пресных водоемах, в море или в почве, так и различных паразитов животных и растений (Krantz, 1978; Kethley, 1982, 1990).

Простигматические клещи представлены 3 основными филогенетическими стволами, которым обычно придают ранг инфраотрядов: Anystina, Eupodina и Eleutherengona (Lindquist, 1985; Kethley, in Norton et al., 1993). Во всех трех стволах простигмат наиболее примитивные представители являются почвенными хищниками, поедающими других артропод. Паразитизм на животных и растениях независимо возникал во многих линиях простигматических клещей всех трех инфраотрядов.

Инфраотряд Eleutherengona включает в себя подавляющее большинство постоянных паразитов как позвоночных, так и беспозвоночных животных. Недавно был опубликован провизорный вариант филогении элеутеренгон (Bochkov et al., 2008), позволяющий проследить родственные связи всех надсемейств, включающих паразитов позвоночных (рис. 1, *а*). Предложенная гипотеза хорошо согласуется с дендрограммой, опубликованной Китли (Kethley, in Norton et al., 1993) (рис. 1, *б*). К сожалению, признаки, на которых была основана эта дендрограмма, не были приведены.

Данная работа, состоящая из двух сообщений, посвящена возникновению и становлению постоянного паразитизма на позвоночных у клещей инфраотряда Eleutherengona. За основу настоящего исследования взята ги-

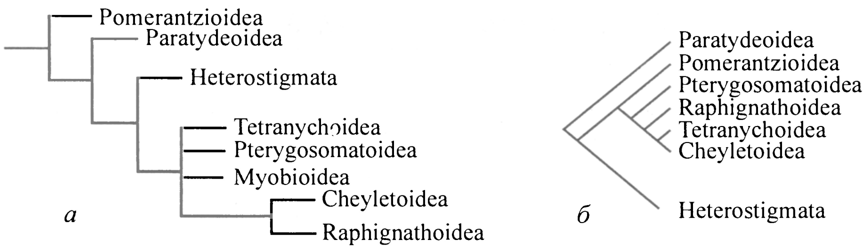

Рис. 1. Филогения клещей инфраотряда Eleutherengona

а — по: Bochkov et al., 2008; *б* — по: Kethley in Norton et al., 1993.

Fig. 1. Phylogeny of mites of the infraorder Eleutherengona.

потеза филогении элеутеренгон, предложенная Бочковым с соавторами (Bochkov et al., 2008). Кроме того, сестринские семейства Cloacaridae и Epimyodicidae, представленные эндопаразитами соответственно черепах и млекопитающих, были недавно исключены из состава Cheyletoidea и выделены в отдельное надсем. Cloacaroidea, чье положение в пределах инфраотряда Eleutherengona не установлено (Bochkov, OConnor, 2008).

В настоящем сообщении мы рассматриваем возникновение паразитизма у большинства элеутеренгон, за исключением обширного надсем. Cheyletoidea. Взаимоотношения хейлетоидей с хозяевами будут рассмотрены отдельно.

Систематика млекопитающих приведена по последнему изданию каталога Вильсона и Ридера (Wilson, Reeder, 2005), систематика рептилий — по монографии Харви Пау с соавт. (Harvey Pough et al., 2004).

Сем. PTERYGOSOMATIDAE

Это семейство включает более 240 видов 9 родов и широко представлено как в Новом, так и в Старом Свете (Jack, 1964; Bertrand et al., 1999; Bochkov, Mironov, 2000) (табл. 1). Мы включаем здесь монотипичный род *Cyclurobia* Cruz, 1984 syn.n. в род *Hirstiella* Berlese, 1920 в качестве младшего синонима, как это уже предполагалось ранее (Baker, 1998; Бочков, ОКоннор, 2006). Родственные связи птеригосоматид и свободноживущих элеутеренгон не установлены. Очевидно, что эти клещи произошли от каких-либо свободноживущих «низших» элеутеренгон (Bochkov et al., 2008) (рис. 1). Представители птеригосоматид, за исключением одного рода, паразитируют на ящерицах семейств Agamidae, Iguanidae, Xantusiidae и Gekkonomopha — Gekkonidae, Pygopodidae и Eublepharidae (Squamata: Lacertia) (Бочков, ОКоннор, 2006). Клещи обитают между чешуями тела своих хозяев или в затылочных кармановидных структурах — акаринариумах (Bertrand, Modry, 2004). Птеригосоматиды ящериц являются большей частью моно- или олигоксенными паразитами. Виды каждого рода связаны с определенной таксономической группой хозяев, демонстрируя в ряде случаев филогенетический параллелизм (Bertrand et al., 1999; Bochkov, Mironov, 2000). К сожалению, филогения сем. Pterygosomatidae остается практически не разработанной, что затрудняет проведение коэволюционных исследований. Единственную попытку в этом отношении представляет схема филогенетических отношений между родами семейства, предложенная Крузом (Cruz, 1984). Однако данная работа носит поверхностный характер, поскольку автор включил в кладистический анализ всего 7 признаков без какого-либо обоснования их вы-

Таблица 1

Распределение родов сем. Pterygosomatidae по семействам хозяев (Lacertia)

Table 1. Generic distribution of Pterygosomatidae on host families (Lacertia)

Роды клещей (число видов)	Семейства хозяев	Распространение
Geckobia (71)	Eublepharidae, Gekkonidae, Pygopodidae	Новый и Старый Свет
Geckobiella (2)	Iguanidae	Новый Свет
Hirstiella (= *Cyclurobia* Cruz, 1984 syn. n.) (12)	Eublepharidae, Gekkonidae, Iguanidae	Новый и Старый Свет
Ixodiderma (3)	Cordylidae, Lacertidae	Старый Свет (Африка)
Pterygosoma (48)	Agamidae, Gerrhosauridae	Старый Свет
Scaphothrix (1)	Cordylidae	Старый Свет (Африка)
Tequisistlana (1)	Xantusiidae	Новый Свет (Мексика)
Zonourobia (9)	Cordylidae	Старый Свет (Африка)

бора и не использовал даже критерий внешней группы для их поляризации.

Паразито-хозяинные связи клещей рода *Pimeliaphilus* (9 видов) резко отличны от таковых остальных представителей семейства, так как все виды этого рода являются паразитами различных членистоногих, ведущих скрытный образ жизни, скорпионов, многоножек, тараканов и т. д. Птеригосоматиды демонстрируют единственный среди элеутеренгон пример паразитизма клещей одного семейства как на позвоночных, так и беспозвоночных хозяевах.

Птеригосоматиды являются морфологически четко очерченной группой, что явно свидетельствует в пользу их монофилетического происхождения (Бочков, ОКоннор, 2006). Попытки вывести род *Pimeliaphilus* из состава птеригосоматид не имеют должных оснований. Так, Вайнштейн (1978) не аргументировал выделение рода *Pimeliaphilus* в отдельное семейство. Можно предположить, что он руководствовался отличиями в экологии этих клещей, поскольку пимеафилус — единственный род з семействе, чьи представители связаны с членистоногими. Джек (Jack, 1961) относил *Pimeliaphilus* к сем. Raphignathidae. Согласно этому автору, признаком, объединяющим данных клещей, является наличие колющих подвижных пальцев хелицер. На самом деле виды рода *Pimeliaphilus* и рафигнатиды резко отличаются друг от друга хетотаксией ног и гнатосомы, строением базальных члеников хелицер, которые у рафигнатид сближены и демонстрируют явную тенденцию к сращению друг с другом, строением пальп (у рафигнатид отсутствует «thumb-claw» комплекс) и многими другими признаками. Кроме того, пимелиафилусы обладают типичным птеригосоматидным жизненным циклом. Наконец, прямые и зазубренные на концах подвижные пальцы хелицер этих клещей легко выводятся из зазубренных и укороченных пальцев остальных птеригосоматид. Отличия в строении подвижных пальцев хелицер вызваны, по нашему мнению, разницей в условиях паразитирования этих клещей на членистоногих и ящерицах (Бочков, ОКоннор, 2006).

Виды рода *Pimeliaphilus* обладают наиболее полным хетомом и близки к «свободноживущему» облику. Они обитают в различных частях света, паразитируя в основном на скрытноживущих артроподах. Мы полагаем, что *Pimeliaphilus*-подобные клещи перешли к паразитизму на ящерицах, разделявших с ними убежища. Исходя из широкого распространения птиригосоматид на современных ящерицах, переход клещей произошел еще на общего предка Lacertilia. Альтернативная гипотеза была предложена Крузом (Cruz, 1984). Согласно этому автору, птеригосоматиды, наоборот, перешли на членистоногих с ящериц, на которых они столь широко распространены. Мы, однако, считаем такой эволюционный сценарий маловероятным. Во-первых, птеригосоматиды с членистоногих более архаичны по своей морфологии, чем клещи, связанные с ящерицами (Бочков, ОКоннор, 2006). Во-вторых. потребовалось бы допустить, что после перехода на членистоногих они расселились по всему свету и перешли на разных хозяев, оставаясь при этом морфологически однородной группой.

Сем. MYOBIIDAE

Это семейство включает более 500 видов и подвидов, принадлежащих к 53 родам (табл. 2). Миобииды являются перманентными моно- или олигоксенными эктопаразитами, связанными с мелкими сумчатыми и плацентарными млекопитающими 11 отрядов. Как и в случае с птеригосоматидами, прямые родственные связи миобиид не ясны.

Таблица 2

Распределение родов сем. Myobiidae по семействам хозяев (Mammalia)

Table 2. Generic distribution of Myobiidae on host families (Mammalia)

Роды клещей (число видов + подвидов)	Семейства хозяев	Отряды хозяев	Распространение
Xenomyobiinae			
Xenomyobia (1)*	Caenolistidae	Paucituberculata	Южная Америка
Archemyobiinae: Archemyobiini			
Archemyobia s. str. (2)	Didelphidae	Didelphomorphia	Северная и Южная Америка
Archemyobia (*Nearchemyobia*) (5)	»	»	Там же
Dromicimyobia (1)	Microbiotheridae	Microbiotheria	Южная Америка
Archemyobiinae: Australomyobiini			
Australomyobia (5)	Dasyuridae	Dasyuromorpha	Австралия
Acrobatobia (1)	Acrobatidae	Diprodontia	»
Protomyobiinae: Protomyobiini: Afromyobiina			
Afromyobia (2)	Tenrecidae	Afrosoricida	Тропическая Африка
Limnogalobia (1)	»	»	Мадагаскар
Madamyobia (2)*	»	»	»
Microgalobia (9)	»	»	»
Oryzorictobia (1)	»	»	»
Protomyobiinae: Protomyobiini: Amorphacarina			
Amorphacarus (7)	Soricidae	Soricomorpha	Евразия, Северная Америка
Blarinobia (1)	»	»	Северная Америка
Chimarrogalobia (1)	»	»	Азия
Gymnomyobia (1)	»	»	»
Crocidurobia s. str. (8)	»	»	Евразия, Африка

Таблица 2 (*продолжение*)

Роды клещей (число видов + подвидов)	Семейства хозяев	Отряды хозяев	Распространение
Crocidurobia (*Suncomyobia*) (3)	Soricidae	Soricomorpha	Европа, Южная Африка
Eadiea (7)*	Talpidae	»	Евразия, Северная Америка
Eutalpacarus (3)	»	»	Азия, Северная Америка
Hylomysobia (2)	Erinaceidae	Erinaceomorpha	Азия
Placomyobia (1)	Soricidae	Soricomorpha	»
Protomyobiinae: Protomyobiini: Protomyobiina			
Nectogalobia (1)*	Soricidae	Soricomorpha	Азия
Protomyobia s. str. (10)*	»	»	Евразия, Северная Америка
Protomyobia (*Amprotomyobia*) (3)*	»	»	Северная Америка
Protomyobia (*Asioprotomyobia*) (3)*	»	»	Азия
Protomyobiinae: Protomyobiini: Elephantulobiini			
Elephantulobia (3)	Macroscelidae	Macroscelidea	Африка
Protomyobiinae: Protomyobiini: Acanthophthiriini			
Acanthophthirius s. str. (36 + 4)	Vespertilionidae	Chiroptera	Космополит
Acanthophthirius (*Myotimyobia*) (40 + 2)	»	»	»
Binuncus s. str. (14)	Pteropodidae	»	Азия, Африка, Австралия
Binuncus (*Probinuncus*) (5)	»	»	Юго-Восточная Азия
Binunculoides (1)*	Hipposideridae	»	Тропическая Африка
Calcarmyobia (18 + 7)	Vespertilionidae (Miniopterinae)	»	Евразия, Африка, Мадагаскар, Австралия
Eudusbabekia s. str. (28 + 1)	Phyllostomidae, Mormoopidae	»	Северная и Южная Америка
Eudusbabekia (*Synoecomyobia*) (1)	Phyllostomidae	»	Центральная Америка
Ewingana s. str. (5 + 1)	Molossidae	»	Юго-Восточная Азия, Африка, Австралия, Северная и Южная Америка
Ewingana (*Doreyana*) (13)	»	»	Евразия, Африка, Северная и Южная Америка
Ewingana (*Mormomyobia*) (2)	»	»	Азия, Африка, Мадагаскар
Expletobia (2)	Emballonuridae	»	Южная Америка
Furipterobia (2)	Furipteridae	»	» »
Hipposiderobia (15)*	Hipposideridae, Rhinopomatidae**	»	Азия, Африка, Австралия
Metabinuncus (12)	Hipposideridae	»	Азия, Африка
Mystacobia (1)	Mystacinidae	»	Новая Зеландия
Myzopodobia (1)	Myzopodidae	»	Мадагаскар
Natalimyobia (1)	Natalidae	»	Центральная Америка
Neomyobia s. str. (2 + 1)	Rhinolophidae	»	Евразия, Африка
Neomyobia (*Rninomyobia*) (12 + 2)	»	»	» »
Nycterimyobia (2)	Nycteridae	»	Африка

Таблица 2 (*продолжение*)

Роды клещей (число видов + подвидов)	Семейства хозяев	Отряды хозяев	Распространение
Phyllostomyobia (4 + 1)*	Phyllostomidae, Mormoopidae	Chiroptera	Северная и Южная Америка
Pteracarus (32 + 7)*	Vespertelionidae, Thyropteridae**	»	Космополит
Pteropimyobia (5 + 1)	Pteropodidae	»	Юго-Восточная Азия, Австралия
Schizomyobia (1)*	Molossidae	»	Тропическая Африка
Thyromyobia (2)	Thyropteridae	»	Южная Америка
Triaenomyobia (1)*	Hipposideridae	»	Тропическая Африка
Ugandobia (8)	Emballonuridae, Hipposideridae**	»	Азия, Африка, Австралия
Ugandobia (*Emballomyobia*) (5)	Emballonuridae, Pteropodidae**	»	Азия, Африка
	Myobiinae		
Anuncomyobia (1)	Platacanthomyidae	Rodentia	Азия (Индия)
Austromyobia s. str. (9)	Muridae (Gerbillinae)	»	Азия, Африка
Austromyobia (*Dendromyobia*) (2)	Nesomyidae (Dendromurinae)	»	Тропическая Африка
Cryptomyobia s. str. (1)	Bathyergidae	»	Южная Африка
Cryptomyobia (*Dipodomyobia*) (11)	Dipodidae (Dipodinae, Allactaginae, Cardiocraninae)	»	Евразия, Северная Африка
Gundimyobia (1)	Ctenodactylidae	»	Северная Африка
Idiurobia (1)	Anomaluridae	»	Тропическая Африка
Lavoimyobia (1)	Heteromyidae (Dipodomyinae)	»	Северная Америка
Myobia s. str. (13)	Muridae (Murinae)	»	Евразия, Африка, 2 вида связаны с космополитическим синантропным видом *Mus musculus*
Myobia (*Angomyobia*) (2)	Muridae (Murinae)	»	Тропическая Африка
Myobia (*Otomyobia*) (1)	Muridae (Otomyinae)	»	» »
Proradfordia (2)	Echimyidae, Octodontidae	»	Южная Америка
Radfordia s. str.(31)	Muridae (Murinae)	»	Космополит
Radfordia (*Acomyobia*) (1)	Muridae (Deomyinae)	»	Азия
Radfordia (*Graphiurobia*) (8 + 1)	Gliridae, Dipodidae (Zapodinae**)	»	Евразия, Африка, Северная Америка
Radfordia (*Hesperomyobia*) (6)	Cricetidae (Sigmodontinae)	»	Северная и Южная Америка
Radfordia (*Lophurmyobia*) (1)	Muridae (Deomyinae)	»	Тропическая Африка

Таблица 2 (*продолжение*)

Роды клещей (число видов + подвидов)	Семейства хозяев	Отряды хозяев	Распространение
Radfordia (*Microtimyobia*) (21 + 3)	Cricetidae (Cricetinae, Arvicolinae), Muridae***	Rodentia	Евразия, Северная Америка
Radfordia (*Petromyscobia*) (1)	Nesomyidae (Petromyscinae)	»	Африка (Намибия)
Radfordia (*Rattimyobia*) (5)	Muridae (Murinae: *Maxomys*)	»	Юго-Восточная Азия
Radfordia (*Syconycterobia*) (9)	Muridae (Murinae, австралийские роды)	»	Австралия
Radfordia «группа *subuliger*»(4)	Cricetidae (Neotominae)	»	Северная Америка

Примечание. * — «широкотелый» род; ** — переход; *** — случайная находка.

Все постэмбриональные стадии развития миобиид питаются внутри- и межклеточной жидкостью наружного эпителия, а также содержимым сальных желез (Paran, 1982). Роды этих клещей можно разделить по форме тела их представителей на «длиннотелые» и «широкотелые». Клещи, относящиеся к этим двум типам родов, зачастую попарно сообитают на одном хозяине (Uchikawa, 1988). Необходимо подчеркнуть, что приведенное разделение родов миобиид не несет никакой филогенетической информации, такую пару могут образовывать как клещи явно близкородственных родов, например *Madamyobia* и *Microgalobia*, так и родов далеких в филогенетическом отношении, например *Amorphacarus* и *Protomyobia*. Такие различия в форме тела, по всей видимости, связаны с отличиями в локализации на хозяине. «Длиннотелые» клещи, как правило, населяют переднюю часть тела, а широкотелые — его заднюю часть (Dubinina et al., 1995; Балашов и др., 2007).

Согласно системе, предложенной Бочковым (1997), семейство миобиид подразделяется на 4 подсемейства, 2 из которых — Archemyobiinae и Xenomyobiinae — связаны с сумчатыми, а остальные 2 — Myobiinae и Protomyobiinae — с плацентарными млекопитающими (рис. 2).

Единственный представитель подсем. Xenomyobiinae, *Xenomyobia hirsuta* Fain et Lukoschus, 1976 (широкотелый), описан с перуанского сумчатого *Lestoros inca* (Thomas) (Pauctituberculata: Caenolistidae) (Fain, Lukoschus, 1977a).

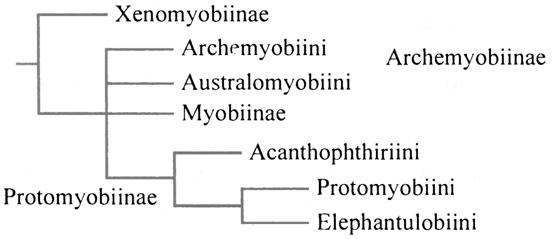

Рис. 2. Филогения сем. Myobiidae (Бочков, 1997).

Fig. 2. Phylogeny of the family Myobiidae (Bochkov, 1997).

Эти клещи обладают наиболее архаичными признаками среди миобиид. Их передние ноги лишены органов прикрепления у взрослых клещей, а дорсальная сторона идиосомы несет следы гистеронотального щита.

Подсем. Archemyobiinae, представленное исключительно «длиннотелыми» клещами, подразделяется на 2 трибы. Клещи трибы Archemyobiini связаны с сумчатыми отрядов Didelphomorphia и Microbiotheria, населяющими Новый Свет. У этих клещей колена передних ног самок несут парный вентральный зажим. У самцов этот зажим сходен с таковым самок, либо, как у всех остальных миобий, представлен непарным дорсальным выростом-зажимом (Fain, Lukoschus, 1981).

Клещи трибы Australomyobiini связаны с австралийскими и ново-гвинейскими сумчатыми отрядов Dasyuromorphia и Diprodontia. Клещи с австралийских сумчатых, по-видимому, заслуживают выделения в отдельное подсемейство, поскольку практически не имеют синапоморфий с паразитами сумчатых Нового Света.

Анализируя распределение миобиид по таксонам сумчатых можно заключить, что виды клещей строго приурочены к определенным родам или видам этих хозяев. К сожалению, сумчатые (особенно Южно-Американские) представлены в современной фауне лишь «осколками» былого разнообразия. Поэтому сведения о паразитирующих на них миобиидах весьма фрагментарны. Необходимо проведение более тщательного паразитологического исследования в первую очередь австралийских сумчатых для получения более полной картины их паразито-хозяинных связей.

Подсем. Protomyobiinae включает в себя 3 трибы: Acanthophthiriini — связанную с рукокрылыми, Elephantulobiini — с африканскими прыгунчиками (Macroscelidea) и Protomyobiini — с тенреками (Afrosoricida: Tenrecidae), землеройками, кротами (Soricomorpha: Soricidae и Talpidae) и гимнурами (Erinaceomorpha: Hylomyinae). У наиболее морфологически продвинутых представителей подсемейства голень и лапка передних ног подвергаются слиянию (Бочков, 1997).

Клещи трибы Protomyobiini в свою очередь разделяются на 3 подтрибы. Клещи подтрибы Afromyobiina паразитируют на тенрековых. Причем, эти клещи отсутствуют на представителях типового подсем. Tenrecinae, вероятно. из-за особенностей их шерстного покрова, который сильно модифицирован подобно таковому у настоящих ежей (Erinaceidae: Erinaceinae), на которых миобиид достоверно нет. Миобииды (длиннотелые и широкотелые) паразитируют на представителях всех родов мадагаскарских тенрековых подсем. Oryzorictinae и афротропических тенрековых подсем. Potomogalinae. Следует отметить, что клещи с мадагаскарских тенреков формируют отдельную кладу, сестринскую роду *Afromyobia*, чьи представители связаны с Potomogalinae (Bochkov, 1997).

Клещи подтрибы Amorphacarina (длиннотелые и широкотелые) широко представлены на современных сорикоморфах, отсутствуя только на представителях сем. Solenodontidae. Недавно они были зарегистрированы в Юго-Восточной Азии на гимнурах рода *Hylomys* (Erinaceomorpha) и отнесены к новому роду *Hylomysobia* с 2 видами (Bochkov, OConnor, 2006). Морфологически эти клещи близки к миобиидам с Soricidae. Учитывая, что миобииды отсутствуют на других представителях отряда ежей, включая остальных Hylomyinae, можно предположить, что они перешли на гимнур с каких-либо сорикоморф. Этот переход, вероятно, произошел относительно давно и, возможно, на общего предка рода *Hylomys*, поскольку миобииды, паразитирующие на гимнурах, успели претерпеть значительные морфологические изменения и подвергнуться видообразованию в ходе коэволюционных отношений с данными хозяевами.

Миобииды подтрибы Protomyobiina (широкотелые) связаны исключительно с землеройками сем. Soricidae.

Как видно из всего вышеизложенного, клещи трибы Protomyobiini демонстрируют высокую степень филогенетического параллелизма, которая является в паразитологии скорее исключением, чем правилом. Причины такой высокой степени совпадения кладогенезов паразитов и их хозяев заключается, по нашему мнению, в следующем. Представители отряда Soricomorpha, равно как и сем. Tenrecidae, среди афротерий являются одними из древнейших групп плацентарных млекопитающих (Кэрролл, 1993). Их группировки четко обособлены друг от друга вследствие далеко зашедшего процесса дифференциации и вымирания промежуточных форм. Поэтому клещи, обитающие на хозяевах данных группировок, также достаточно четко обособлены и сильно специализированы, что затрудняет или вообще исключает возможность переходов с хозяев одной группы на другую.

Триба Elephantulobiini (длиннотелые) представлена всего тремя видами, паразитирующими на африканских прыгунчиках. Многие морфологические признаки этих клещей указывают на их родство с представителями подтрибы Afromyobiina. Возможно, что в дальнейшем афромиобиины будут исключены из состава трибы Protomyobiini и включены в Elephantulobiini. Такое решение хорошо бы согласовалось с паразито-хозяинными связями этих клещей, поскольку Macroscelidea близки не к грызунам, как считалось ранее (Кэрролл, 1993), а к афротериям (Murphy et al., 2001).

Клещи трибы Acanthophthtiriini (длиннотелые и широкотелые) широко распространены на рукокрылых обоих подотрядов (Megachiroptera и Microchiroptera), встречаясь на представителях 15 из 18 семейств, принимаемых в современной системе рукокрылых (Jones et al., 2002). К настоящему времени миобииды неизвестны только с представителей малочисленных семейств Craseonycteridae, Megadermatidae и Noctilionidae.

Миобии рукокрылых были разделены Учикавой (Uchikawa, 1988) на 3 группы по типу строения вульвы — неспециализированной (группа I), с лопастями (II), с лопастями, несущими на вершинах крючковидные модифицированные щетинки (III). Наиболее крупная группа II была в свою очередь подразделена на 3 подгруппы на основании строения передних ног и формулы когтей. Базируясь на этом делении, Учикава предложил гипотезу филогении миобиид рукокрылых (рис. 3). К сожалению, его представления об отношениях между родами выделенных группировок являлись чисто интуитивными и не получили должного обоснования. Тогда как сами эти группировки представляются нам отчасти искусственными, поскольку основаны лишь на небольшом числе признаков явно гомопластической природы (Бочков, 1997). Само филогенетическое древо, предложенное Учикавой, противоречит выделенным им родовым группам, поскольку большинство из них оказывается на этом древе пара- или полифилетическими (рис. 3). Таким образом, в настоящее время филогения миобий рукокрылых является практически не разработанной, и выделение среди них каких-либо натуральных группировок довольно проблематично.

Представители двух «длиннотелых» родов *Binuncus* и *Pteropimyobia* паразитируют на наиболее архаичных летучих мышах — крыланах (Megachiroptera: Pteropodidae), будучи известными с хозяев как минимум 13 родов. Клещи остальных 20 родов связаны с представителями эволюционно продвинутого подотряда Microchiroptera. Фэн (Fain, 1994) считает миобиид

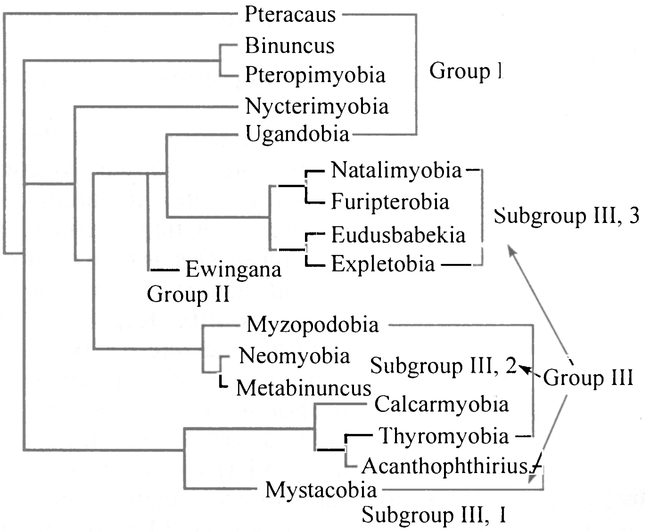

Рис. 3. Филогения миобиид с рукокрылых (по: Uchikawa, 1988).

Fig. 3. Phylogeny of myobiids from bats (after: Uchikawa, 1988).

с крыланов более эволюционно продвинутыми, чем некоторые клещи с микрохироптер, например виды рода *Acanthophthirius*, связанные с рукокрылыми сем. Vespertilionidae. В качестве основного, впрочем, и единственного критерия «продвинутости» этих таксонов он приводит слияние голеней и лапок их ног I. Чтобы разрешить парадоксальную ситуацию — паразитизм эволюционно продвинутых клещей на архаичных хозяевах, Фэном постулируется переход миобиид на крыланов с представителей подотряда Microchiroptera. Как показали дальнейшие исследования, слияние голени и лапки первых ног достигается независимо в разных филогенетических ветвях миобиид (Uchikawa, 1988; Бочков, 1997). В тоже время у клещей с крыланов вульварный комплекс самок примитивно устроен — вульварные лопасти не сформированы, и вульва прикрыта лишь вульварными мембранами, генитальные щетинки не специализированы, а лапки ног II—IV несут по 2 когтя. Принимая во внимание, что монофилия рукокрылых считается хорошо обоснованной (Simmons, 1994; см. также обзор Jones et al., 2002), и учитывая большое морфологическое своеобразие клещей родов *Binuncus* и *Pteropimyobia*, мы полагаем, что миобииды были унаследованы крыланами от общего с микрохироптерами предка, а не перешли на них.

Среди миобиид, связанных с Microchiroptera, клещи каждого рода, если не считать нескольких явных и единичных переходов, связаны с хозяевами, принадлежащими к одному семейству (табл. 2). Исключение составляют только клещи рода *Eudusbabekia* (длиннотелые), которые связаны с хозяевами, относящимися к сестринским семействам Phyllostomidae и Mormoopidae. Тесные филогенетические связи этих хозяев объясняют распространение паразитирующих на них клещей. По всей видимости, миобииды данного рода сообитали еще на общем предке этих рукокрылых.

Микрохироптеры подразделяются на 2 инфраотряда Yinochiroptera и Yangochiroptera (Jones et al., 2002). До сих пор в пределах трибы Acanthophthiriini не удалось выявить никаких надродовых группировок, соответствующих данным подотрядам. Возможное объяснение тому кроется в биологии рукокрылых, которые не создавая себе искусственных убежищ, пользуются природными — пещеры, дупла и т. д. Поэтому они зачастую образуют большие скопления, состоящие из представителей разных видов, родов и даже семейств (Кузякин, 1950). Вероятно, на ранних стадиях эволюции микрохироптер, особенно когда их дифференциация была еще не столь сильна, переходы миобиид на хозяев разных таксонов были довольно часты и затрудняют теперь анализ их паразито-хозяинных связей на надродовом уровне.

Клещи последнего подсем. Myobiinae связаны с грызунами. Данное подсемейство включает только «длиннотелых» клещей и представлено 9 родами (табл. 2, 3). В связи с широким использованием молекулярных данных в филогенетике млекопитающих макрофилогения грызунов претерпевает в настоящее время серьезные изменения, и существующие концепции зачастую противоречат друг другу (см. обзор Carleton, Musser, 2005). В настоящее время наиболее принятой является система Карлетона и Массера (Carleton, Musser, 2005), (табл. 3), вобравшая в себя результаты как морфологических, так и молекулярных исследований, которой мы и будем следовать. Миобииды зарегистрированы на представителях 12 из 33 семейств рецентных грызунов (табл. 3). Несмотря на отсутствие ясности в филогенетических отношениях как грызунов, так и паразитирующих на них миобиид, имеющиеся данные позволяют надеяться, что разработка филогении этих клещей позволит пролить свет на ряд ключевых моментов эволюции их хозяев.

Согласно системе Карлетона и Массера (Carleton, Musser, 2005), грызуны подразделяются на 4 подотряда — Anomaluromorpha, Hystricomorpha, Myomorpha и Sciuromorpha (табл. 3). На представителях архаичного сем. Anomaluridae (Anomaluromorpha) паразитируют миобииды рода *Idiurobia*. Данные клещи имеют набор довольно примитивных для представителей подсем. Myobiinae признаков и занимают обособленное положение в системе подсемейства (Fain, 1974; Бочков, 1999; Bochkov, Fain, 2003). Данных о паразитировании миобиид на грызунах второго семейства подотряда, Pedetidae, нет. С гистрикоморфными грызунами связаны 3 рода миобиид, не являющихся близкородственными (Бочков, 1999). На грызунах сем. Ctenodactylidae (инфраотряд Ctenodactylomorphi) обитают клещи монотипичного рода *Gundimyobia*. На представителях близкородственных Южноамериканских семейств Octodontidae и Echimyidae (Huchon, Douzery, 2001), часто объединяемых в надсем. Octodontoidea (Wood, 1985) и относящихся к другому инфраотряду Hystricognathi, паразитируют клещи рода *Proradfordia* (Fain, Lukoschus, 1977b). Кроме того, с грызунов Африканского сем. Bathyergidae (Hystricognathi) описаны миобииды, относящиеся к монотипическому подроду *Cryptomyobia* (s. str.) (Бочков, 1999). Среди остальных семейств подотряда миобииды достоверно отсутствуют на грызунах сем. Caviidae, Hystricidae и Myocastoridae, а еще 11 семейств гистрикогнат нуждаются в детальном паразитологическом обследовании. Такой «разнородный» состав миобиид на гистрикоморфах легко объясним. Грызуны сем. Ctenodactylidae (хозяева *Gundimyobia*) относятся к отдельному инфраотряду и на основании молекулярных данных считаются сестринской группой для других гистрикоморф (Adkins et al., 2003). Некоторые авторы, базируясь на данных морфологии, полагают, что ктенодактилиды являются древней группой, которую можно рассматривать как сестринскую ветвь всем остальным грызунам (Hartenberger, 1985; Аверьянов, 1991). Внутри инфроотряда Hystricognathi выделяют монофилетическую кладу Caviomorpha, представленную гистрикогнатами Нового Света (хозяева *Proradfordia*) и резко отличную от гистрикогнат Старого

Таблица 3

Система отряда грызунов (по: Carleton, Musser, 2005) и распределение по ним миобиид

Table 3. System of the order Rodentia (after: Carleton, Musser, 2005) and of myobiids distribution

Подотряды грызунов	Семейства грызунов	Таксоны миобиид
Sciuromorpha	Aplodontidae	—
	Sciuridae	—
	Gliridae	*Radfordia* (*Graphiurobia*)
Castorimorpha	Castoridae	—
	Heteromyidae	*Lavoimyobia*
	Geomyidae	?
Myomorpha	Dipodidae	*Cryptomyobia* (*Dipodomyobia*) — хозяева подсем. Dipodinae, Allactaginae и Cardiocraninae; *Radfordia* (*Graphiurobia*) *ewingi* — хозяева подсем. Zapodidae
	Muridae	*Austromyobia* (s. str.) — хозяева подсем. Gerbillinae; *Myobia* — хозяева подсем. Murinae и Otomyinae; *Radfordia* (s. str.), *Radfordia* (*Rattimyobia*) и *Radfordia* (*Syconycterobia*) — хозяева подсем. Murinae; *Radfordia* (*Acomyobia*) и *Radfordia* (*Lophurmyobia*) — хозяева подсем. Deomyinae
	Cricetidae	*Radfordia* (*Microtimyobia*) — хозяева подсем. Cricetinae и Arvicolinae; *Radfordia* (*Hesperomyobia*) — хозяева подсем. Sigmodontinae; *Radfordia* «группа *subuliger*» — хозяева подсем. Neotominae
	Nesomyidae	*Austromyobia* (*Dendromyobia*) — Dendromurinae; *Radfordia* (*Petromyscobia*) — Petromyscinae
	Calomyscidae	—
	Spalacidae	—
	Placanthomyidae	*Anuncomyobia*
Hystricomorpha	Ctenodactylidae	*Gundimyoboa*
	Bathyergidae	*Cryptomyobia* (s. str.)
	Hystricidae	—
	Petromuridae	?
	Thryonomyidae	?
	Erethizontidae	?
	Chinchilidae	?
	Dinomyidae	?
	Caviidae	—
	Dasyproctidae	?
	Cuniculidae	?
	Ctenomyidae	?
	Octodontidae	*Proradfordia*
	Abrocamidae	?
	Echimyidae	*Proradfordia*
	Myocastoridae	—
	Capromyidae	?
	Heptaxodontidae	?
Anomaluromorpha	Anomaluridae	*Idiurobia*
	Pedetidae	?

Примечание. «—» — миобииды отсутствуют, ? — миобииды не зарегистрированы.

Света (Huchon, Douzery, 2001). Положение сем. Bathyergidae (хозяева *Cryptomyobia* (s. str.)) среди гистрикогнат Старого Света не определено, его выделяют в отдельный парвотряд (McKenna, Bell, 1997) или сближают с семействами Thryonomyidae и Petromuridae (Huchon, Douzery, 2001).

Грызуны подотряда Myomorpha наиболее многочисленного среди грызунов являются хозяевами миобиид 5 родов. На хозяевах сем. Dipodoidea, включающего единственное сем. Dipodidae, паразитируют миобииды подрода *Dipodomyobia* рода *Cryptomyobia*. Наличие хорошо разработанной филогении этих хозяев и миобиид, паразитирующих на них, позволило провести сравнение кладогенезов и показать их почти полное совпадение (Бочков, 2001). Монофилия рода *Cryptomyobia* слабо обоснована и, возможно, подрод *Dipodomyobia* заслуживает родового статуса (Бочков, 1999). Из 6 семейств надсем. Muroidea, 2-го надсемейства миоморфных грызунов миобииды отсутствуют только на представителях 2 семейств Colomyscidae и Spalacidae. На хозяевах сем. Muridae миобииды представлены клещами подрода *Austromyobia* (s. str.) (паразиты подсем. Gerbillinae), рода *Myobia*, подродов *Radfordia* s. str., *R.* (*Rattimyobia*) и *R.* (*Syconycterobia*) — все паразиты подсем. Murinae, и подродов *Radfordia* (*Acomyobia*) и *R.* (*Lophurmyobia*) — паразиты подсем. Deomyinae. Среди этих миобиид клещи песчанок (подрод *Austromyobia*) и виды с деомиин (подроды *Acomyobia* и *Lophurmyobia* рода *Radfordia*) резко отличаются по своей морфологии от клещей с мурин, которые формируют компактную группу (Бочков, 1999). Примечательно, что ряд авторов выделяет песчанок в отдельное семейство (Павлинов и др., 1990), хотя молекулярные исследования показывают их близость с грызунами подсемейств Murinae, Deomyinae и Otomyinae (Jansa, Weksler, 2004). С грызунами сем. Cricetidae связаны миобииды 3 групп (Бочков, 1999). На сестринских подсемействах хомяков Старого Света Cricetinae и полевках Arvicolinae (Павлинов, Россолимо, 1987) паразитируют клещи подрода *Microtimyobia* рода *Radfordia*. С хомяками Нового Света подсемейств Sigmodontinae и Neotominae связаны соответственно клещи подрода *Hesperomyobia* (*Radfordia*), родственные *Microtimyobia* (Bochkov, 1997; Бочков, 1999), и группы «*subuliger*» (группа видов incertae sedis в пределах рода *Radfordia*), заслуживающей подродового статуса (Fain, Bochkov, 2002). Следует отметить, что между некоторыми группами клещей с крицетид и мурид прослеживаются близкие филогенетические связи (Бочков, 1999). На грызунах сем. Nesomyidae паразитируют клещи подродов *Dendromyobia* (*Austromyobia*) — паразиты подсем. Dendromurinae и *Petromyscobia* (*Radfordia*) — паразиты подсем. Petromyscinae. С хозяевами сем. Placanthomyidae связаны клещи рода *Anuncomyobia*. Клещи этого рода известны только по неполовозрелым стадиям и нуждаются в переописании.

Очевидно, что таксономический состав рода *Radfordia* и, возможно, *Austromyobia*, гетерогенен, и часть подродов явно заслуживают родового статуса. В тоже время отличия типичных представителей рода *Radfordia* от клещей близкородственного им рода *Myobia*, возможно, переоценены, и, таким образом, весь комплекс миобиид с муроидей нуждается в ревизии. Несмотря на существующие трудности и слабо разработанную филогению миобиид с Muroidea, можно заключить, что большинство этих клещей являются близкородственными и скорее всего произошли от общего предка, паразитировавшего на предковых муроидеях.

На большей части видов подотряда Sciuromorpha миобииды отсутствуют. Среди представителей подотряда они известны только с грызунов сем. Gliridae (подрод *Graphiurobia* рода *Radfordia*). Данный подрод филогенетически близок к подродам *Microtimyobia* и *Hesperomyobia*, связанным с Cricetidae. Они широко представлены на соневых всех подсемейств, встречаясь как в Евразии, так и в Африке. Их паразитизм на данных хозяевах можно было бы объяснить переходом с хомякообразных грызунов еще на ранней стадии эволюции соневых. Однако соневые являются одним из древнейших семейств грызунов, чье происхождение датируется поздним Палеоценом—ранним Эоценом (Hartenberger, 1998), в то время как хомякообразные возникли, вероятно, не ранее позднего Плиоцена (McKenna, Bell, 1997). Таким образом, более вероятными представляются две другие гипотезы, объясняющие паразитизм миобиид на соневых. Согласно первой гипотезе, миобииды, наоборот, перешли с соневых на крицетид на ранней стадии эволюции этих хозяев или даже еще на общих предков мурид и крицетид. Тем более что ранние Миоценовые глириды были, по всей видимости, весьма близки к миоморфным грызунам по своей экологии (Hartenberger, 1994). Однако эта гипотеза не объясняет отсутствия миобиид на других Sciurognatha, которые должны были получить этих клещей от общего с соневыми предка. Вторая гипотеза предполагает принадлежность соневых к миоморфным грызунам или их филогенетическую обособленность. Хотя большинство авторов придерживается альтернативной точки зрения (см. Carleton, Musser, 2005), некоторые исследователи тем не менее включают соневых в состав Myomorpha (Chaline, Mein, 1979; Гамбарян, 1984) или рассматривают как отдельный инфраотряд (Яхонтов, Потапова, 1991) или даже подотряд (Павлинов, Россолимо, 1987).

Таким образом, представители сем. Myobiidae демонстрируют большей частью высокий уровень филогенетического параллелизма со своими хозяевами. В целом все подсемейства миобиид, связанные с сумчатыми, имеют более архаичные черты, тогда как клещи с плацентарных более специализированы. Исходя из широкого распространения миобиид на сумчатых и плацентарных млекопитающих и наличия специфических, не перекрывающихся фаун, свойственных этим группам хозяев, мы можем предположить, что становление Myobiidae на млекопитающих должно было произойти не позднее нижнего Кайнозоя, времени предполагаемой дивергенции плацентарных и сумчатых млекопитающих (Кэрролл, 1993).

Обобщая данные по распределению миобиид на хозяевах разных таксонов, можно заключить, что их трибы и подсемейства распространены довольно мозаично и связаны с не близкородственными отрядами млекопитающих. Как правило, хозяев Myobiidae объединяют относительно небольшие размеры. Например, миобииды встречаются только на тех сумчатых, которые имеют «мышеобразный» облик. Их нет на представителях близкородственного грызунам и прыгунчикам отряда зайцеобразных, животных в среднем более крупных, чем Rodentia и Macroscelidea. Среди хозяев, относимых ранее к отряду Insectivora, они зарегистрированы только на наиболее миниатюрных зверьках из отряда Soricomorpha и мелких тенрековых (Afrosoricida). Нами зарегистрирован также случай их перехода на гимнур (Erinaceomorpha) (Bochkov, OConnor, 2006). Среди представителей грандотряда Archonta миобииды паразитируют на рукокрылых (Chiroptera), но отсутствуют на тупайях (Scandentia) и приматах (Primates), которые обладают в целом большими размерами тела, чем рукокрылые. Все эти данные говорят о приуроченности клещей сем. Myobiidae именно к мелким млекопитающим. Вероятно, что размеры хозяина определяют какие-то жизненно важные для миобий факторы, налагая ограничения на их распространение.

Можно заключить, что отношения между таксонами сем. Myobiidae являются хорошим индикатором филогенетических связей млекопитающих, но только на уровне не выше отряда. Поэтому данные по распределению этих клешей по таксономическим группам хозяев можно использовать с известной долей осторожности для выявления филогенетических связей между семействами, родами и видами млекопитающих.

Когорта **HETEROSTIGMATA**

Когорта Heterostigmata подразделяется на 8 надсемейств и 14 семейств (Lindquist, 1986; Kaliszewski et al., 1995). Во многих линиях паразитических, паразитоидных или даже питающихся грибами гетеростигмат зарегистрирован феномен неосомии самок в процессе питания как до, так и после оплодотворения. Базируясь на этих данных, Каличевский с соавт. (Kaliszewski et al., 1995) предположили, что неосомия и способность к множественному и повторному воспроизведению потомства есть общее явление для всех гетеростигмат — микофагов, паразитоидов или паразитов. Неосомия, таким образом, является преадаптацией к паразитическому или паразитоидному образу жизни. Для гетеростигмат характерны форетические, паразитоидные или реже паразитические связи с насекомыми. Тогда как их связи с позвоночными ограничены форезией нидикольных видов рода *Pygmephorus* (Pygmephoridae) на мелких млекопитающих. Паразитизм возникал независимо в разных линиях Heterostigmata. Так, рано обособившееся от общего гетеростигматического ствола сем. Heterocheylidae представлено исключительно постоянными эктопаразитами жуков пассалид (Coleoptera: Passalidae) (Schuster, Lavoipierre, 1970). Среди 6 наиболее продвинутых надсемейств группы Tarsonemina истинный паразитизм встречается только в надсемействах Tarsonemoidea и Dolichocyboidea. В пределах 1-го надсемейства клещи сем. Podapolidae являются перманентными экто- и эндопаразитами насекомых с полным и неполным превращением. Некоторые клещи сем. Tarsonemidae (подсем. Acarapinae) паразитируют на медоносных пчелах и клопах сем. Coreidae (Heteroptera). В надсем. Dolichocyboidea самки единственного вида, недавно описанного сем. Crotalomorphidae *Crotalomorpha camini* Lindquist et Krantz, 2002, паразитируют на жуках сем. Carabidae (Coleoptera) (Lindquist, Krantz, 2002). Паразитоидные гетеростигматы встречаются в сем. Pyemotidae, Microdispidae и Tarsonemidae. Согласно гипотезе Каличевского с соавт. (Kaliszewski et al., 1995), паразитические Tarsonemina произошли от микофагов. Этот эволюционный путь весьма отличен от паразитов надсем. Cheyletoidea, предки которых, по-видимому, являлись хищниками-нидиколами (Волгин, 1969; Kethley 1970; Бочков, 2002, 2004). Другим важным отличием паразитических гетеростигмат и хейлетоидов являются хозяева соответственно позвоночные и насекомые. Многие Cheyletidae форезируют на насекомых, однако доказанные случаи их паразитизма на насекомых не известны (Bochkov, OConnor, 2004).

Надсем. RAPHIGNATHOIDEA

Истинные случаи паразитизма не известны у клещей этого обширного надсемейства, представленного в основном хищниками и включающего более 770 видов 57 родов 11 семейств. Восемь видов сем. Stigmaeidae и 1 вид

Dasythyreidae были найдены соответственно на москитах (Diptera: Phlebotomidae) и жуке *Alaus myops* (Coleoptera: Elateridae) (Fan, Zhang, 2005). Природа отношений между этими клещами и насекомыми до сих пор не исследована, хотя москиты часто несут следы клещевых повреждений.

Надсем. CLOACAROIDEA

Это немногочисленное надсемейство включает 2 семейства, представленных исключительно эндопаразитами позвоночных — черепах, птиц (Cloacaridae) и мелких млекопитающих (Epimyodicidae) (табл. 4).

Паразито-хозяинные связи клещей надсем. Cloacaroidea до сих пор являются интригующей проблемой. Клещи этого семейства демонстрируют высокий уровень специфичности к хозяевам. Семейства и подсемейства клоакарид связаны с такими филогенетически удаленными ветвями позвоночных, как черепахи (Cloacarinae), птицы (Pneumophaginae) и млекопитающие (Epimyodicidae). Возможны 3 альтернативные гипотезы возникновения паразитических связей клещей этого надсемейства. В соответствие с первой гипотезой, предложенной Бочковым (2002), сестринские отношения между Cloacaridae и Epimyodicidae являются следствием паразитизма их общего предка на архаичных амниотах до их дивергенции на синапсид и диапсид. В этом случае более архаичные по сравнению с клоакаридами черты Epimyodicidae объяснимы более ранней дивергенцией их хозяев синапсид от общего с другими амниотами эволюционного ствола. Альтернативным объяснением является более поздний переход предков эпимиодицид, еще не утративших некоторые черты, свойственные свободноживущим клещам, с диапсид на синапсид. Наконец, имеется некоторая вероятность, что сина-

Таблица 4

Распределение родов надсем. Cloacaroidea по семействам хозяев (Testudinata и Mammalia)

Table 4. Generic distribution of Cloacaroidea on host families (Testudinata and Mammalia)

Роды клещей (число видов)	Семейства хозяев	Отряды хозяев	Распространение
		Cloacaridae	
		Cloacarinae	
Cloacarus (1)	Chelidrydae	Testudinata: Cryptodira	Северная Америка
» (1)	Emydidae	То же	» »
Caminacarus (5)	Emydidae	» »	Азия, Северная Америка
» (1)	Trionychidae	» »	Азия
» (2)	Pelomedusidae	Testudinata: Pleurodira	Африка
Emyduracarus (1)	Chelidae	То же	Австралия
Theodoracarus (1)	Testudinidae	Testudinata: Cryptodira	Азия
Chelonacarus (1)	Cheloniidae	То же	Центральная Америка
		Pneumophaginae	
Pneumophagus (1)	Strigiidae	Strigiformes	Северная Америка
		Epimyodicidae	
Epimyodex (2)	Soricidae	Soricomorpha	Европа, Северная Америка
» (1)	Talpidae	»	Европа
» (1)	Cricetidae	Rodentia	»

поморфии, связывающие Cloacaridae и Epimyodicidae, выработались конвергентно, вследствие эндопаразитического образа жизни. В этом случае паразитизм клещей этих двух семейств возник независимо на черепахах и птицах (Cloacaridae) и на млекопитающих (Epimyodocodae). Последняя гипотеза, однако, не имеет на сегодняшний день никакой «морфологической поддержки» (Bochkov, OConnor, 2008).

Сем. CLOACARIDAE

Клещи подсем. Cloacarinae связаны исключительно с черепахами (Testudinata). Большинство видов этого подсемейства известно только по самкам, собранным из клоаки. Возможное объяснение этого феномена состоит в том, что самцы, неполовозрелые стадии и неоплодотворенные самки клоакарин обитают в подкожных тканях хозяина. Так, самки и самец *Theodoracarus tesdudinis* Fain, 1968 были собраны только из подкожных тканей черепах (Fain, 1968). В то время как оплодотворенные самки мигрируют в клоаку и концентрируются там. Клоакарины инфицируют новых хозяев исключительно венерическим путем (Camin et al., 1967; Pence, Wright, 1998), и такой путь передачи, вероятно, является основной причиной концентрации оплодотворенных самок в клоаке. Однако арренотокию также нельзя исключить как минимум для некоторых видов клоакарин (Pence, Casto, 1975).

Клоакарины известны с черепах как подотряда Cryptodira, семейства Cheloniidae, Chelydridae, Emydidae, Testudinidae, Trionychidae, так и подотряда Pleurodira, семейств Chelidae и Pelomedusidae (Pence, Wright, 1998) (табл. 4). Принимая во внимание широкое распространение клоакарин среди черепах разных таксонов, их крайнюю специализацию к эндопаразитическому образу жизни, высокую специфичность к хозяевам и венерическую передачу, эти клещи, видимо, были изначально связаны с предками обеих подотрядов черепах, как полагает большинство авторов (Camin et al., 1967; Pence, Casto, 1975; Pence, Wright, 1998; Бочков, 2002; Bochkov, OConnor, 2008). В этом случае нам следует признать, что общий предок клоакарин перешел к паразитизму на черепахах ранее позднего Триаса, предполагаемого времени расхождения подотрядов Pleurodira и Cryptodira (Gaffney, Meylan, 1988). Интересно, что 2 вида рода *Caminacarus* — *C. peluseos* Fain, 1968 и *C. pelomedusae* Fain, 1968 — паразитируют на черепахах подотряда Pleurodira, тогда как остальные 6 видов этого рода связаны с хозяевами из подотряда Cryptodira. Данный факт может иметь несколько объяснений: либо темпы эволюции клещей этого рода крайне низки, что представляется маловероятным; либо клещи этого рода перешли на бокошейных черепах; наконец, вполне возможно, род *Caminacarus* имеет полифилетический характер.

Находка *Pneumophagus bubonis* Fain et Smiley, 1989, единственного представителя подсем. Pneumophaginae, из бронхов филина *Bubo virginianus* (Gmelin) (Strigiformes: Strigiidae) в США (Fain, Smiley, 1989) весьма неожиданна. Эти клещи имеют морфологию, типичную для клоакарид, хотя и демонстрируют ряд уникальных черт, отличающих их от представителей подсем. Cloacarinae. Отличия *P. bubonis* от клоакарин более значимые, чем таковые между клещами, паразитирующими на подотрядах Pleurodyra и Cryptodyra, поэтому создание для этих клещей отдельного подсем. Pneumophaginae представляется весьма обоснованным (Bochkov, OConnor, 2008). Столь сильные морфологические отличия предполагают длительную историю паразитирования пневмофагин на «не черепаховых» хозяевах. Все это в свою очередь позволяет предполагать, что данная находка не случайна, и *P. bubonis* является узкоспецифичным паразитом, приуроченным к данному хозяину. Остается, однако, непонятным, унаследовали ли птицы пневмофагин от общего с черепахами предка или клоакариды вторично перешли с черепах на птиц. Вторая гипотеза представляется более обоснованной. Находки пневмофагин на птицах до сих пор ограничены единственным сбором с хищника, в то время как паразитизм этих клещей еще на общем предке птиц предполагает их широкое распространение. Скорее всего клоакариды перешли на хищных птиц, поедавших мертвых черепах, и в процессе длительной коэволюции с хозяевами значительно дивергировали от предковой группы.

Сем. EPIMYODICIDAE

Все 4 ныне известных вида сем. Epimyodicidae, принадлежащих к одному роду *Epimyodex*, являются эндопаразитами подкожной ткани полевок (Rodentida: Cricetidae), кротов и землероек (Soricomorpha: Talpidae и Soricidae) (Fain, Orts, 1969; Fain et al., 1982; Fain, Bochkov, 2001). Как и в случае с клоакаринами, эти клещи, видимо, распространяются через урогенитальную систему. Представляется вероятным, что эпимиодициды довольно широко распространены на различных мелких млекопитающих. Однако мелкие размеры, слабая склеротизация и эндопаразитический образ жизни серьезно затрудняют обнаружение и сбор данных клещей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Я признателен за критическое прочтение рукописи члену-корреспонденту РАН Ю.С. Балашову и доктору биологических наук Н. А. Филипповой (Зоологический институт РАН, С.-Петербург, Россия). В ходе работы широко использовались коллекции Музея зоологии Мичиганского университета, США (куратор B.M. OConnor) и Королевского института естественной истории, Бельгия (куратор G. Wauthy).

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ (08-04-00754а, 08-04-90412-УКР) и Министерства науки по поддержке научных школ (№ НШ-1664, 2003.4).

Список литературы

Аверьянов А. О. 1991. Раннепалеогеновые ктенодактилоидные грызуны Азии и происхождение семейства Ctenodactylidae. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. СПб., 243: 148—158.

Балашов Ю. С., Бочков А. В., Ващенок В. С., Григорьева Л. А., Станюкович М. К., Третьяков К. А. 2007. Структура популяций и экологические ниши эктопаразитов в паразитарных сообществах мелких лесных млекопитающих. Паразитология. 41(6): 329—345.

Бочков А. В. 1997. Новая классификация клещей семейства Myobiidae (Acari, Acariformes). Энтомол. обозр. 76(4): 938—951.

Бочков А. В. 1999. Система и паразито-хозяинные связи клещей подсемейства Myobiinae (Acariformes, Myobiidae). Энтомол. обозр. 78(3): 764—776

Бочков А. В. 2001. Параллельная эволюция клещей семейства Myobiidae (Acari: Prostigmata) и тушканчикообразных (Rodentia: Dipodidae). Паразитология. 35(1): 9—18.

Бочков А. В. 2002. Классификация и филогения клещей надсемейства Cheyletoidea (Acari: Prostigmata). Энтомол. обоз. 81(2): 488—513.

Бочков А. В. 2004. Клещи семейства Cheyletidae (Acari: Prostigmata): филогения, распространение, эволюция и анализ паразито-хозяинных связей. Паразитология. 38(2): 122—138.

Бочков А. В., ОКоннор Б. М. 2006. Обзор внешней морфологии клещей семейства Pterygosomatidae и их положение в системе Prostigmata (Acari: Acariformes). Паразитология. 40(3): 201—214.

Вайнштейн В. А. 1965. О системе водяных клещей и их месте в подотряде Trombidiformes. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 8: 66—83.

Волгин В. И. 1969. Клещи семейства Cheyletidae мировой фауны. Л.: Наука. 432 с.

Гамбарян П. П. 1984. Надсемейственные группировки отряда грызунов. Грызуны. Матер. VI Всесоюз. совещ. Л. 74—76.

Кузякин А. П. 1950. Летучие мыши (систематика, образ жизни и польза для сельского и лесного хозяйства). М.: Советская наука. 444 с.

Кэрролл Р. 1993. Палеонтология и эволюция позвоночных. Т. 3. М.: Мир. 310 с.

Павлинов И. Я., Россолимо О. Л. 1987. Систематика млекопитающих СССР. М.: Изд-во МГУ. 253 с.

Павлинов И. Я., Дубровский Ю. А., Россолимо О. Л., Потапова Е. Г. 1990. Песчанки мировой фауны. М.: Наука. 368 с.

Яхонтов Е. Л., Потапова Е. Г. О позиции соневых (Gliridae) в системе грызунов. Тр. Зоол. ин-та. 243: 127—147.

Adkins R. M., Walton A. H., Honeycutt R. L. 2003. High-level systematics of rodents and divergence time estimates based on two congruent nuclear genes. Molecular Phylogenetics and Evolution. 26: 409—420.

Baker A. 1998. A new species of *Hirstiella* Berlese (Acari: Pterygosomatidae) from captive rhinoceros iguanas, *Cyclura cornuta* Bonnaterre (Reptilia: Iguanidae). Systematic and Applied Acarology. 3: 183—192.

Bertrand M., Modry D. 2004. The role of mite pocket-like structures on *Agama caudospinosa* (Agamidae) infested by *Pterygosoma livingstonei* sp. n. (Acari: Prostigmata: Pterygosomatidae). Folia Parasitologica. 51: 61—66.

Bertrand M., Paperna I., Finkelman S. 1999. Pterygosomatidae: descriptions and observations on the genera *Pterygosoma*, *Geckobia*, *Zonurobia* and *Hirstiella* (Acari: Actinedida). Acarologia. 40(3): 275—304.

Bochkov A. V. 1997.Mites of the family Myobiidae (Acariformes:Prostigmata) parasitizing on Lipotyphla (Mammalia: Insectivora) of the fauna of former USSR. Acarina. 5(1—2): 45—62.

Bochkov A. V., Fain A. 2003. New observations of mites of the family Myobiidae Megnin, 1778 (Acari: Prostigmata) with special reference to their host-parasite relationships. Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. 73: 5—50.

Bochkov A. V., Mironov S. V. 2000. Two new species of the genus *Geckobia* (Acari: Pterygosomatidae) from geckons (Lacertilia: Gekkonomorpha) with a brief review of host-parasite associations of the genus. Russian Journ. of Herpetology. 7: 61—68.

Bochkov A. V., OConnor B. M. 2004. Phylogeny, systematics and biology of mites of the genera *Chelacheles* and *Neochelacheles* (Acari: Cheyletidae). Invertebrate Systematics. 18: 547—592.

Bochkov A. V., OConnor B. M. 2006. *Hylomyobia* (Acari: Myobiidae), a new genus of mites parasitic on gymnures of the genus *Hylomys* (Eulipotyphla: Erinaceidae). Folia Parasitologica. 53: 302—310.

Bochkov A. V., OConnor B. M. 2008. A new mite superfamily Cloacaroidea and its position within the Prostigmata (Acariformes). The Journ. of Parasitology. 94: 335—344.

Bochkov A. V., OConnor B. M., Wauthy G. 2008. Phylogenetic position of the family Myobiidae within the Prostigmata (Acari: Acariformes). Zoologische Anzeiger. 247: 15—45.

Camin J. H., Moss W. W., Oliver J. H. Jr., Singer G. 1967. Cloacaridae, a new family of cheyletoid mites from the cloaca of aquatic turtles. Journ. of Medical Entomology. 4: 261—272.

Carleton M. D., Musser G. G. 2005. Order Rodentia. In: Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference. 3th edition. Vol. 2. The Johns Hopkins University Press. Baltimore,745—752.

Chaline J., Mein P. 1979. Les rongeurs et l'evolution. Paris, Doin Editeurs. 235 p.

Cruz de la J. 1984. Sistematica de la familia Pterygosomatidae (Acarina: Prostigmata), con la description de un nuevo genero y especie. Poeyana. 278: 1—22.

Dubinina H. V., Bochkov A. V., Javrujan J. G. 1995. Mites of the family Myobiidae (Acariformes) — ectoparasites of bats of Armenia. Acarina. 3(1—2): 99—104.

Fain A. 1968. Notes sur les acariens de la famille Cloacaridae Camin et al. parasites du cloaque et des tissues profonds des tortues (Cheyletoidea: Trombidiformes). Bulletin de l'Institut royal des Sciences Naturelles de Belgique. 44: 1—33.

Fain A. 1974. Observations sur les Myobiidae parasites des rongeurs. Evolution parallele hotes-parasites (Acariens: Trombidiformes). Acarologia. 16(3): 441—475.

Fain A. 1994. Adaptation, specificity and host-parasite coevolution in mites (Acari). International Journ. of Parasitology. 24: 1273—1278.

Fain A., Bochkov A. V. 2001. A new species of the genus *Epimyodex* Fain and Orts, 1969 (Acari: Cloacaridae: Epimyodicinae) parasitizing *Sorex trowbridgii* (Soricidae) from the U.S.A. International Journ. of Acarology. 27: 221—223.

Fain A., Bochkov A. V. 2002. On some little known and a new species of Myobiidae (Acari) associated with rodents. Bulletin de la Societe royale Belge d'Entomologie. 138: 95—105.

Fain A., Lukochus F. S. 1977a. A new genus and species of Myobiidae from the marsupial *Lestoros inca* (Acarina: Prostigmates). Acarologia. 18(3): 489—495.

Fain A., Lukoschus F. S. 1977b. Nouvelles observations sur les myobiidae parasites de rongeurs (Acarina: Prostigmata). Acta Zoologica et Pathologica Antverpiensia. 69: 11—98.

Fain A., Lukoschus F. S. 1981. The life-cycle of *Dromicimyobia dromiciops* Fain, 1973 n. stat. (Acari: Prostigmata: Myobiidae). International Journ. of Acarology. 7(1): 239—243.

Fain A., Lukoschus F. S., Rosmalen P. G. 1982. Observations on the genus *Epimyodex* Fain et Orts, 1969, with description of two new species. Transfer of this genus to the Cloacaridae (Acari, Prostigmata). Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, 54: 1—10.

Fain A., Orts S. 1969. *Epimyodex talpae* n. g., n. sp. Parasite sous-cutane de la taupe en Belgique (Demodicidae: Trombidiformes). Acarologia. 11(1): 65—68.

Fain A., Smiley R. L. 1989. A new cloacarid mite (Acari: Cloacaridae) from the lungs of the great horned owl, Bubo virginianus, from the U.S.A. International Journ. of Acarology. 15: 111—115.

Fan Q.-H., Zhang Z.-Q. 2005. Raphignathoidea (Acari: Prostigmata). Fauna of New Zealand, 52, Lincoln, Canterbury, Manaaki Whenua Press. 400 p.

Gaffney E. S., Meylan P. A. 1988. A phylogeny of turtles. In: The phylogeny and classification of tetrapods. Oxford, U.K, Clarendon Press. 157—219.

Hartenberger J.-L. 1985. The order Rodentia: Major questions on their evolutionary origin, relationships and superfamilial systematics. In: Evolutionary relationships among rodents: A multidisciplinary analysis. New York, Plenum Press. 1—34.

Hartenberger J.-L. 1994. The evolution of the Gliroidea. In: Rodent and lagomorph families of Asian origins and diversification. Tokyo, National Science Museum Monographs, 19—33.

Hartenberger J.-L. 1998. Description de la radiation des Rodentia (Mammalia) du Paleocene superieur au Miocene; incidence phylogenetiques. Compes Rendus Academie des Sciences Paris, Sciences de la terre et des planetes. 326: 439—444.

Harvey Pough F., Andrews R. M., Cadle J. E., Crump M. L., Savitzky A. H., Wells K. D. 2004. Herpetology, 3th edition. Upper Saddle River, USA, Pearson Pentice. 726 p.

Huchon D., Douzery J. P. 2001. From the Old World to the new World: A molecular chronicle of the phylogeny and biogeography of hystricognath rodents. Molecular Phylogenetic and Evolution. 20: 238—251.

Jack K. M. 1961. A re-examination of the genera *Pimeliaphilus* Tragardth, 1905 and Hirstiella Berlese, 1920 (Acari; Prostigmata). Annals and Magazine of Natural History. 13: 305—314.

Jack K. M. 1964. Leg-chaetotaxy with special reference to the Pterygosomidae (Acarina). Annals of the Natal Museum. 16: 152—171.

Jansa S., Weksler M. 2004. Phylogeny of muroid rodents: relationships within and among major lineages as determined by IRBP gene sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution. 31: 256—276.

Jones K., Purvis A., MacLarnon A., Bininda-Emonds O., Simmons N. B. 2002. A phylogenetic supertree of the bats (Mammalia: Chiroptera). Biological Reviews. 77: 223—259.

Kaliszewski M., Athias-Binche F., Lindquist E. E. 1995. Parasitism and parasitoidism in Tarsonemina (Acari: Heterostigmata) and evolutionary considerations. Advances in Parasitology. 35: 335—367.

Kethley J. B. 1970. A revision of the family Syringophilidae (Prostigmata: Acarina). Contributions of the American Entomological Institute. 5: 1—76.

Kethley J. B. 1982. Prostigmata. In: Synopsis and classification of living organisms. McGraw-Hill, New York. 2: 117—146.

Kethley J. B. 1990. Acarina: Prostigmata (Actinedida). In: Soil Biology Guide. New York, Wiley. 667—756.

Krantz G. W. 1978. A Manual of Acarology, 2th ed. Corvallis, Oregon State University Bookstores. 509 p.

Lindquist E. E. 1985. Chapter I. I. Anatomy, phylogeny and systematics I.I.I. Externals anatomy. In: Spider mites. Their biology, natural enemies and control. Amsterdam, the Netherlands, Elsevier. 3—28.

Lindquist E. E. 1986. The world genera of Tarsonemidae (Acari: Heterostigmata): a morphological, phylogenetic, and systematic revision, with a reclassification of the family group taxa in the Heterostigmata. Memoirs of the Entomological Society of Canada. 136: 1—517.

Lindquist E. E., Krantz G. W. 2002. Description of, and validation of names for, the genus *Crotalomorpha* and the family Crotalomorphidae (Acari: Heterostigmata). Systematic et Applied Acarology. 7: 129—142.

McKenna M. C., Bell S. K. 1997. Classification of mammals above the species level. Columbia New York, University Press. 631 p.

Murphy W. J., Eizirik E., Johnston W. E., Zhang Y. P., Ryder O. A., O'Brien S. J. 2001. Molecular phylogeny and the origin of placental mammals. Nature. 409: 614—618.

Norton R. A., Kethley J. B., Johnston D. E., OConnor B. M. 1993. Phylogenetic perspectives on genetic systems and reproductive modes of mites. In: Evolution and diversity of sex ratio in insects and mites. London, U.K., Chapman et Hall. 8—99.

Paran T. P. 1982. Functional morphology of the gnathosoma in *Myobia muris-musculi* (Schrank, 1781). Acarologia. 23(4): 347—357.

Pence D. B., Casto S. D. 1975. Two new species of the genus *Caminacarus* (Acarina: Cloacaridae) from turtles in Louisiana. Journ. of Parasitology. 61: 133—138.

Pence D. B., Wright S. D. 1998. *Chelonacarus elongatus* n. gen., n. sp. (Acari: Cloacaridae) from the cloaca of the green turtle *Chelonia mydas* (Cheloniidae). Journal of Parasitology. 84: 835—883.

Schuster R. O., Lavoipierre M. M. J. 1970. The mite family Heterocheylidae Tragardh. Occasional Papers of the California Academy of Sciences. 85: 1—42.

Simmons N. B. 1994. The case for chiropteran monophyly. American Museum Novitates. 3103: 1—54.

Uchikawa K. 1988. Myobiidae (Acarina, Trombidiformes) associated with minor families of Chiroptera (Mammalia) and a discussion of phylogeny of chiropteran myobiid genera. Journ. of Parasitology. 74: 159—176.

Wilson D. E., Reeder D. M. 2005. Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference. 3th ed., Baltimore, The Johns Hopkins University Press. 2142 p.

Wood A. E. 1985. The relationships, origin and dispersal of the hystricognathous rodents. In: Evolutionary relationships among rodents: A multidisciplinary analysis. Plenum Press, New York. 475—513.

ORIGIN AND EVOLUTION OF PARASITISM IN MITES OF THE INFRAORDER ELEUTHERENGONA (ACARI: PROSTIGMATA).
REPORT I. LOWER RAPHIGNATHAE

A. V Bochkov

Key words: Acari, Prostigmata, Eleutherengona, permanent parasites, vertebrates, origin of parasitism.

SUMMARY

The evolution of animal parasitism in mites of the infraorder Eleutherengona (Prostigmata) is discussed. Parasitism has arisen independently in numerous phyletic lineages or superfamilies of this infraorder. Mites of the family Pterygosomatidae are parasites of terrestrial arthropods and lizards, and species of Myobiidae are exclusively associated with placental and marsupial mammals. Most families of the superfamily Cheyletoidea comprise permanent parasites of vertebrates, and mites of the sister families Cloacaridae and Epimyodicidae, whose phylogenetic relationships with other eleutherengones are unknown, are endoparasites of turtles and small mammals, respectively. Moreover, some families of the diverse cohort Heterostigmata include insect parasitoids or true parasites of insects. Some phylogenetic lineages, such as Heterostigmata and Cheyletoidea, present a series of life forms transitioning between free-living predators, nidicolous predators, fungivorous mites, and, finally, highly-specialized ecto- and endoparasites. The representatives of some phylogenetically distant eleutherengone lineages developed similar adaptations to predation and parasitism. However, in spite of some similarities in these adaptations, the evolutionary trends and pathways for switching to a parasitic mode of life are quite different in particular eleutherengone lineages. With a few exceptions, each eleutherengone lineage is associated with a particular host group. Temporary parasitism by the larval stage only, a life-history pattern characteristic of the Parasitengona, does not occur in these mites, and all active stages are parasitic and live on host, except for the cheyletid tribe Chelonotini where only adult females are parasites. Species in most eleutherengone lineages that parasitize hosts of particular groups are mono- or oligoxenous parasites, and, therefore, good potential models for co-phylogenetic studies.

Mites of the family Pterygosomatidae are permanent parasites of lizards and various arthropods that typically live in concealed habitats. This family represents the only example of mites belonging to one exclusively parasitic eleutherengone group occurring on both invertebrate and vertebrate hosts. The most probable explanation of the occurrence of this family on such varied host groups is host switching. It is hypothesized that *Pimeliaphilus*-like mites parasitized different arthropods living in concealed spaces and switched to parasitism on lizards that sought refuge in similar spaces. This host switch would have been ancient to account for the diversity of lizard parasites seen today.

Mites of the family Myobiidae are ectoparasites of small marsupial and placental mammals. The development of effective structures for attaching to mammalian hair, primarily involving the first pair of legs, has increased in complexity during myobiid evolution. The subfamily Xenomyobiinae includes a single species *Xenomyobia hirsuta* parasitizing the Peruan marsupial *Lestoros inca*. Legs I of this species are only slightly modified. Mites of the subfamily Archemyobiinae, tribe Archemyobiini parasitize other South American marsupials. In these mites, the genua of the female legs I bear paired ventral clasping organs. Mites of the tribe Australomyobiinae parasitize Australian marsupials. The last tribe and all other myobiids belonging to the subfamilies Protomyobiinae and Myobiinae have an unpaired attachment organ on genu I. The subfamily Protomyobiinae is separated onto 3 tribes. In more derivative members of the tribes Acanthophthiriini (parasites of bats), Protomyobiini (parasites of «insectivores»), and in all Elephantulobiini (parasites of elephant shrews), the tibia and tarsus of legs I are fused apically. Mites of the subfamily Myobiinae parasitize rodents and are the most morphologically specialized, with 3 apical segments of legs I fused. Basing on the wide distribution of myobiid mites on mammalian taxa,

it could be concluded that the origin of parasitism occurred in these mites not later than in the Lower Cretaceous, the assumed time of divergence of marsupial and placental mammals (Carroll, 1993).

The host associations of the superfamily Cloacaroidea is still unresolved problem. Mites of this superfamily show a high level of host specificity; however, cloacaroid families and subfamilies are associated with phylogenetically distant lineages of vertebrates, turtles (Cloacarinae), birds (Pneumophaginae), and mammals (Epimyodicidae). The common ancestor of cloacarines may have become associated with turtles before the late Triassic. We believe that parasitism of *Pneumophagus bubonis*, the single species of Pneumophaginae, in the lungs of *Bubo virginianus* (Aves: Strigiformes) is a result of an ancient host shift following predation by some birds on live or dead turtles.

All 4 currently known species of the Epimyodicidae are endoparasites in the subcutaneous tissues of voles (Rodentida: Cricetidae), moles, and shrews (Soricomorpha: Talpidae and Soricidae). The sister relationship between Cloacaridae and Epimyodicidae could reflect parasitism by their common ancestor on archaic amniotes before the divergence of the Synapsida (ancestors of mammals) and Diapsida (ancestors of turtles and birds). On the other hand, the ancestors of epimyodicids, retaining some features of their free-living ancestors, could have switched from diapsids onto synapsids considerably later.